

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika osakond

Anna-Grete Rebane

**SAMMALDE VÕÕRLIIGID EESTIS JA EUROOPAS:
ÖKOLOOGILISED NÕUDLUSED, KASVUBIOLOOGIA
NING LEVIKU ISEÄRASUSED**

Bakalaureusetöö (12 EAP)
Bioloogia eriala

Juhendaja: vanemteadur PhD Kai Vellak

Tartu 2016

Sammalde võõrliigid Eestis ja Euroopas: ökoloogilised nõudlused, kasvubioloogia ning leviku iseärasused

Lühikokkuvõte

Bakalaureusetöö eesmärk on anda ülevaade sammalde võõrliikidest Euroopas ja Eestis. Tähelepanu pööratakse liikide ökoloogiale, kasvubioloogiale, levikule ja levimisviisidele. Võõrliikidest võivad soodsates tingimustes saada invasiivsed liigid. Invasiividest käsitletakse põhjalikumalt kaht kiire levimisvõimega samblaliiki, mille levik on hästi dokumenteeritud: *Orthodontium lineare* Schwaegr. ja *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. Arutletakse ka sammalde võõrliikide tõrjemeetmete efektiivsusest ning inim mõjust sammalde globaalsele levikule.

Märksõnad: *Campylopus introflexus*, *Orthodontium lineare*, invasiivne liik, sammal, võõrliik
CERCS kood ja nimetus: B270 Taimeökoloogia

Alien bryophytes in Europe and in Estonia: their ecological characteristics, distribution and growth peculiarities

Abstract

The aim of this bachelor's thesis is to give an overview of the alien bryophyte species in Europe and in Estonia. Attention is paid to their ecology, growth-biology, dispersal and ways of dispersal. In suitable conditions alien species may transform into invasive species over time. Two invasive species with quick dispersal capability: *Orthodontium lineare* Schwaegr. and *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. are the most disserted examples of alien species. Their dispersal is the best documented as well. Discussed are also management approaches of alien bryophyte species and the human impact on global dispersal of bryophytes.

Key words: *Campylopus introflexus*, *Orthodontium lineare*, invasive species, bryophyte, alien species

CERCS code and name: B270 Plant ecology

SISUKORD

Sissejuhatus.....	4
1. Mis on võõrliik.....	5
2. Võõrliigid Euroopa ja Eesti samblaflooras.....	7
3. Sammalde võõrliikide ökoloogilised eripärad, elustrateegiad ja levimise iseärasused kahe liigi näitel.....	18
3.1 <i>Orthodontium lineare</i> Schwaegr.	20
3.2. Võõr-kõverharjak <i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid.....	19
4. Inimese osa sammalde levimisel.....	22
5. Võõr-samblaliikide mõju looduslikele kooslustele ja leviku kontrolli all hoidmise mehhanismid.....	23
5.1. Sammalde võõrliikide mõju looduslikule floorale.....	23
6. Ülevaade võõrliikide tõrjemeetoditest võõr-kõverharjaku näitel.....	26
Kokkuvõte.....	28
Summary.....	29
Tänuavaldused.....	30
Kasutatud kirjandus.....	31
Lihtlitsents	

Sissejuhatus

Liikide areaalid muutuvad väga erinevate, nii looduslike mõjutegurite kui ka inimese tegevuse tagajärjel, kuid järjest suureneva inimõju tulemusel jõuab üha enam liike paikadesse, kuhu nad looduslikul teel kunagi päralt ei jõuaks. Mitte kõik liigid aga ei tekita oma looduslikust levilast väljaspoole asudes probleeme kohalikule floorale. Suurem enamus ei jäägi uudsetes tingimustes püsima, kuid osa neist on tolerantsemad ning naturaliseeruvad uutes kasvukohtades ning loodustingimustes, s.t. kord siia sattudes, kas juhuslikult või inimese poolt kaasa tooduna, suudavad nad iseseisvalt uutes kooslustes ellu jääda, paljuneda ja levida.

Käesolevas töös selgitatakse, mille poolest erinevad võõr- ja invasiivsed liigid, naturaliseerunud ja pärismaised liigid. Arutletakse, miks mõned liigid muutuvad invasiivseteks ning millist ohtu võivad need kujutada teistele liikidele ja kooslustele, keskendudes eelkõige sammaltaimedele. Kirjeldatakse sammalde levimisstrateegiaid ja kasvubioloogiat ning inimtegevuse mõju kooslusesse jõudmisel, seal püsimisel ning edasilevimisel. Paljude võõrliikide ohjamiseks on välja töötatud vastavad tõrjeviisid, kuid sammaldele on seni väga vähe tähelepanu pööratud. Alles viimastel aastakümnetel on hakatud tähtsustama nende rolli erinevate koosluste funktsioneerimises ning märkama kooslustes toimuvate sammalde liigilise koosseisu muutuste mõju teistele organismirühmadele. Soontaimede puhul rakendatavad tõrjeviisid on välja töötatud, tundes hästi liikide levimisstrateegiat ja kasvu eripärasid. Sammalde, sealhulgas ka invasiivsete liikide ökoloogiat ei tunta veel hästi ning seetõttu soontaimede puhul edukalt kasutatavad tõrjemeetmed ei pruugi sammalde korral olla piisavalt efektiivsed.

Bakalaureusetöö eesmärk on anda ülevaade Euroopas levinud sammalde võõrliikidest ja nendega seotud ohtudest, keskendudes liikidele, mille esinemine Eestis on juba dokumenteeritud või lähitulevikus tõenäoline. Iseloomustatakse võõrliikide levikumustreid ning paljunemise eripärasid ning ökoloogilisi nõudlusi ja kasvukoha iseärasusi nende looduslikus levilas ja Eestis. Töös antakse ülevaade ka sammalde võõrliikide ohjamisest teiste riikide kogemuste põhjal.

Töös kasutatud samblanimede aluseks on Eesti sammalde nimestik (Vellak et al. 2015) ning soontaimede nimede aluseks Eesti taimede määraja (Leht 2010).

1. Mis on võõrliik

Iga lokaalfloora koosneb nii selle ammustest liikmetest kui ka liikidest, mis on kohale jõudnud hilisema aja jooksul. Eesti soontaimede floora on kujunenud pärast viimast jääaega, kuid viimastel aastasadel on lisandud hulga uusi taksoneid (Kukk 1999). Kuna sageli puuduvad tõend-andmed liikide floorasse jõudmise aja kohta, siis pärismaisteks e. looduslikeks liikideks lugemisel tuleb lähtuda mingist dokumenteeritavast piirist. Eesti jaoks on see hinnatud 18. keskpaika, millest alates on dokumenteeritud teateid liikide sissetoomisest Eestisse (Kukk 1999).

Vastavalt taksoni seisundile antud flooras eristatakse kultuur- ja pärismaiseid taimi, tulnukaid, metsistunud ja invasiivseid liike. Võõrliikideks loetakse sellised mittepärismaised liigid, mis on lokaalsesse floorasse jõudnud inimese kaasabil (Kukk et al. 2001). Oluline on vahet teha, et iga võõrliik ei ole kohe ka invasiivne liik.

Eesti Võõrliikide andmebaasi järgi on Eestis registreeritud 924 võõrliiki, millest 740 taksonit on taimed. Eesti taimede mustas nimekirjas (Kull jt. 2001) on 89 taksonit, kuid loetelus ei ole mainitud ühtegi samblaliiki. Arvan, et põhjus on ilmselt selles, et samblafloora uurimine Eesti aladel sai alguse hiljem kui soontaimede floora uurimine ning sammalde sissetoomist ei ole teadaolevalt dokumenteeritud. Võimalik, et sammaldes ei ole osatud seni näha ka ohtu kohalikule looduslikule floorale.

Lokaalfloora muutumine ja täienemine uute liikidega, s.h. võõrliikidega, on loomulik osa koosluste arengus, kuid olukord muutub, kui mõni üksik liik hakkab takistamatult levima ja häirima ülejäänud ökosüsteemi toimimist. Edukatele invasiivsetele taimedele on iseloomulik kõrge kohasus, kiire kasv ja vähespetsialiseerunud tolmlamine, sageli on nad polüploidid, moodustavad palju seemneid ja kaua säiliva seemnepanga. Kasuks tuleb ka vegetatiivne paljunemine. Soontaimedest on puittaimed osutunud edukamateks uute alade koloniseerijad kui rohttaimed (Williamson 1999).

Brüofloora jaoks on laia leviku aluseks keskkonnatingimuste sobimine ja nende muutumine ajas. Sealhulgas potentsiaalsete uute kasvukohtade loomine või juurde tekkimine ning olemasolevate fragmenteerumine. Uute kasvukohtade tekkimise puhul on kõige olulisem võimalike kasvukohtade vaheliste kauguste vähenemine ja potentsiaalse kolonisatsiooniala suurenemine, mis laiendab seega populatsiooni suurust. See tähendab ka eoste hulga suurenemist ja võimaldab edasist uute alade vallutamist. Looduslike kasvukohtade fragmenteerumisel on vastupidine efekt liikide kooslus püsimisele (Hansson et al. 1992).

Liigi invasiivseks muutumisel on oluline ka alg-asurkonna arvukus ning elupaiga vastupanuvõime. Samuti on bioinvasioon mõne kohaliku taimeliigi istutusmaterjali sissetoomine levila teistest piirkondadest. Ka mõnedest kloonidest massiliselt paljundatud isendid viivad loodusliku asurkonna tasakaalust välja. Keskkonnatingimused võivad ajas muutuda ning seetõttu võib algselt ohutuna näiv liik sobivamates tingimustes muutuda invasiivseks. Siiski määravad uue kasvukoha lokaalsed keskkonnatingimused, kuidas ja millisel määral liigid eri piirkondades levida suudavad, mistõttu ei saa mitte kõigist võõrliikidest invasiive (Kukk et al. 2001). Vaid väga väike osa (10%) liikidest, mis satuvad oma looduslikust levilast väljapoole, jääb uues kohas püsima e. naturaliseerub kohalikus flooras, millest omakorda kümnendik hakkab edasi levima e. muutub invasiivseks (Williamson 1999).

Keskkonnaameti koduleheküljel võõr- ja probleemliikide rubriigis (Võõr- ja probleemliigid: www.keskkonnaamet.ee/keskkonnakaitse/looduskaitse-3/voorliigid) määratletakse võõrliike järgnevalt: „Võõrliikideks peetakse liike, mis esinevad väljaspool oma looduslikku levilat, kuhu nad ei ole suutnud ise, ilma inimese otsese tahtliku või tahtmatu abita levida. Võõrliikide sattumisel väljaspool oma looduslikku levilat toimib nn. 10% reegel: 10% saabuvatest liikidest naturaliseerub ehk jääb uude kohta kasvama ja on võimeline seal oma elutsüklit läbima; neist 10% muutub invasiivseks ehk hakkab levima“. „Invasiivne võõrliik on aga selline võõrliik, mis võib ohustada ökosüsteeme, elupaiku või liike, tekitades majaduslikku või keskkonnakahju. Invasiivsete liikide kahjulikkus seisneb järgnevas: sisenevad kohalikku toiduahelasse; konkureerivad teiste organismidega, täites samu nišše; võivad olla toksilised kohalikele liikidele, sh. inimesele; on patogeenide ja parasiitide kandjateks; hübriidiseeruvad lähedaste liikidega; nõrgendavad geneetiliselt kohalike populatsioonide kohastatust“.

Lisaks kindalt teadaolevatele kohalikku floorasse sissetulnud võõrliikidele, ei osata mõne liigi päritolu täpselt määratleda. Selliseid liike nimetatakse krüptogeenseteks liikideks st. need on liigid, mille puhul pole kindlalt teada, kas need on loodusliku või võõrpäritoluga (Carlton 1996). Küll aga tuleb arvestada võimalusega, et liik võib olla võõrliik ja seega oleks oluline neid arvestada võõrliikide statistilistes andmetes.

2. Võõrliigid Euroopa ja Eesti samblaflooras

Euroopa samblafloorasse kuulub 1439 lehtsamblaliiki ning 541 liiki helvik- ja kõdersamblaid (Hodgetts et al. 2015). Eestis on dokumenteeritud 594 samblaliigi leiud (Vellak et al. 2015). Paraku ajaloolised brüofloristilised andmed Euroopa kohta ei ulatu eriti kaugesse minevikku ning info on riigiti üsnagi erinev. Samuti napib andmeid võõrliikide varasemast levikust Euroopas. Esimene ülevaade Euroopasse levinud võõrliikidest ilmus alles eelmise sajandi viimasel veerandil L. Söderströmi poolt (1992). Sammalde uurimise edenedes viimastel aastakümnetel on varem võõrliikideks peetud samblaid hoopis pärismaisteks kuulutatud ning põhjuseks peetakse just liikide ökoloogia ja päritolu vähest tundmist (Frahm 2012).

Tabel 1. Võõrliikideks peetavad samblaliigid Euroopas, nende päritolu, Euroopas esinemine ja levimisviisid. (Söderström 1992 järgi).

Liigid:	Looduslik leviala	Euroop a esmalei u aasta	Suguline paljunemine	Mittesugul ine paljunemi ne	Viited	Esinemine Eestis
Euroopas laialt levinud						
<i>Campylopus introflexus</i>	Lõuna-Aafrika, Lõuna-Ameerika, Austraalia, Uus- Meremaa	1941	Kahekojaline, sporofüüdid tavalised, eosed 10 – 14 µm	Murduvad lehetipud	Gradstein & Sipman (1978), Meulen et al. (1987), Casas et al. (1988)	2007 (Vellak et al. 2009)
<i>Orthodontiu m lineare</i>	Lõunapoolkera (tsirkumpolaarselt)	1910	Ühekojaline, sporofüüdid tavalised, Eosed 10 – 14 µm	-	Burell (1940), Ochyra (1982)	-
<i>Ricca rhenana</i>	Troopikas laialt levinud	1903	Haruldane	Sigikehad	Smith (1990), Crundwell (1958)	-
Euroopas piiratud levikuga						
<i>Atrichum crispum</i>	Suurbritannia, Iirimaa, Hispaania	1848	Kahekojaline, emastaimi Euroopast ei teata	Risoidniidi d	Smith (1978)	2004 (Vellak et al. 2013)
<i>Calypstrochae ta apiculata</i>	Suurbritannia	1967	Suurbritannias vaid emastaimed		Paton (1968), Smith (1978)	-
<i>Fossombroni a crispa</i>	Portugal	1983	Kahekojaline, spoorid 46–65 µm		Sergio (1985)	-

<i>Fossombronia zeyheri</i>	Portugal	1982	Kahekojaline, spoorid 46–50 µm		Sergio (1985)	-
<i>Hypopterygium muelleri</i>	Portugal	1929	Arhegoonid on sagedased		Allorge (1974)	-
<i>Lophocolea bispinosa</i>	Suurbritannia	1962	Kahekojaline, sporofüüdid on juhuslikud	Sigioksad	Paton (1974), Smith (1990)	-
<i>Lophocolea semiteres</i>	Suurbritannia	1955	Kahekojaline, sporofüüdid harva	Sigikehad	Paton (1965), Long (1982), Smith (1990)	-
<i>Lophozia herzogiana</i>	Suurbritannia	1986	Kahekojaline, Euroopas steriilne. Isastaimi ei teata.	Sigikehad (hulgaliselt)	Crundwell & Smith (1989)	-
<i>Racomitrium lamprocarpum</i>	Portugal	1878	Kahekojaline, spoorid 18–28 µm		Ochyra et al. (1988)	-
<i>Scopelophila cataractae</i>	Lõuna-Euroopa	1967	Euroopas vaid isastaimed	Sigikehad eelniidil	Sotiaux et al. (1987)	-
<i>Sphaerocarpos stipitatus</i>	Portugal	~1870	Kahekojaline, spoorid 90–110 µm		Sergio & Sim-Sim (1991)	-
<i>Splachnobryum obtusum</i>	Ungari (harilik kasvuhoo-netes ja teistes Euroopa osadeski)	?	?		Corley et al. (1981)	-
<i>Telaranea murphyae</i>	Suurbritannia	1962	Kahekojaline. Emastaimi leitud vaid		Paton (1965, 1971)	-

			Surrey`s			
<i>Tortula amplexa</i>	Suurbritannia	1973	Kahekojaline. Ainult emastaimed Suurbritannias ja Iirimaa	Sigikehad risoididel	Side & Whitehouse (1974), Smith (1978)	-
<i>Tortula brevis</i>	Suurbritannia	1965	Ühekojaline. Eoskuprad sagedased, harjas lühike ja spoorid suured (20–22 µm)	Sigikehad risoididel	Whitehouse & Newton (1988), Blockeel (1990)	-
<i>Tortula rhizophylla</i>	Suurbritannia, Itaalia, Hispaania (Kanaari saared, Asoorid, Boliivia, Mehhiko, Hawaii)	1964	Teada vaid emastaimed	Sigikehad risoididel	Warburg & Crundwell (1965), Martinez et al. (1989)	-
<i>Tortula standfordensis</i>	Suurbritannia, Iirimaa, (Põhja-Ameerika)	1958	Kahekojaline, sporofüüte kannab harva	Sigikehad risoididel	Whitehouse & Newton (1988), Blockeel (1990)	-
<i>Trichostomoopsis umbrosa</i>	Briti saared, Pürenee poolsaar, (Kanaari saared)	1958	Euroopas vaid emastaimed	Sigikehad	Synott & Robinson (1990), Guerra & Ros (1987)	-
<i>Trichostomoopsis trivialis</i>	Hispaania	1977	Euroopas steriilne	Risoidniidid	Guerra & Ros (1987)	-

Liigid, mis võiksid olla Euroopas looduslikult levinud:

<i>Bryoerythrophyl- llum inaequalifoli- um</i>	Hispaania	1955	Euroopas steriilne		Lloret (1987)	-
<i>Campylopus pyriformis</i>	Euroopas laialt levinud	18. sajand	Kahekojaline, sporofüüte palju	Pudedad lehed	Corley & Frahm (1982)	1928 (Ingerpuu et al. 1994)
<i>Oedopodiella australis</i>	Hispaania	1957	Euroopas steriilne	Sigikehad	Casas et al. (1981)	-
<i>Orthodontium pellucens</i>	Prantsusmaa, Hispaania, (Kanaari saared, Madeira)	1931	Ühekojaline		Söderström (1992), Meijer (1952)	-
<i>Tortula bolanderi</i>	Prantsusmaa, Makaroneesia	1974	Euroopas steriilne	Sigikehad	Crundwell & Whitehouse (1976)	-
<i>Trichostomopsis aaronis</i>	Hispaania	?	Teadmata	Sigikehad	Guerra & Ros (1987)	-

Euroopasse sisse toodud liikideks arvestatakse Söderströmi 1992. aasta seisu järgi 22 samblaliiki. Lisaks oli Töös kirjas veel kuus liiki, mille kohta puudusid piisavad tõendid, kas nad ikka on Euroopa looduslikud liigid. Kolm liiki sellest nimekirjast esinevad ka Eestis (Tabel 1).

F. Essl & Ph. W. Lambdoni (2009) Euroopa võõr-samblaliikide ülevaates käsitletakse mitte ainult Euroopasse tulnud võõrliike, vaid ka liike, mis on Euroopas looduslikud ja mujal võõrliigid. F. Essl ja Ph. W. Lambdon (2009) hindavad Euroopas esinevate sammalde võõrliikide arvuks 45, nende hulgas 21 lehtssammaltaime- ja 11 helviksammaltaimede liiki. Võõrliike kõdersammaltaimede hõimkonnast ei ole Euroopas teada. Sammalde võõrliikide hulka arvati 2009. aastal ka 13 krüptogeenset liiki, mis võiksid olla võõrliigi staatuses, kuid seni puuduvad veel kindlad tõendid nende päritolu kohta. Neist kaheksa liiki on Euroopas pärismaised, kuid võõrliigid või krüptogeensed mõnedes teistes regioonides. Üksteist Euroopa looduslikku samblaliiki on märgitud võõrliigina esinevaks rohkem kui kolmes riigis (Tabel 2). Paljusid troopilisi liike, mida on leitud vaid kasvuhoonetest, ei ole arvatud Euroopas sammalde võõrliikide hulka (Essl & Lambdon 2009).

Tabel 2. Euroopa võõrliigid, mis on levinud vähemalt kolme või rohkemasse riiki/regiooni (Essl & Lambdon 2009 järgi). * on tähistatud liigid, mis on levinud ka looduslikult mõnedes Euroopa piirkondades.

VÕÕRLIIGID		
Hõimkond	Liik	Riikide ja regioonide arv, kuhu on sisse rännanud (2009)
<i>Marchantiophyta</i>	<i>Ricciocarpos natans</i> *	8
<i>Bryophyta</i>	<i>Campylopus introflexus</i>	21
<i>Bryophyta</i>	<i>Didymodon australasiae</i>	11
<i>Bryophyta</i>	<i>Henediella standfordensis</i>	4
<i>Bryophyta</i>	<i>Leptophascum leptophyllum</i>	6
<i>Bryophyta</i>	<i>Orthodontium lineare</i>	15
<i>Bryophyta</i>	<i>Tortula bolanderi</i>	4
KRÜPTOGEENSED LIIGID		
<i>Marchantiophyta</i>	<i>Lunularia cruciata</i> *	12
<i>Marchantiophyta</i>	<i>Riccia rhenana</i> *	12
<i>Bryophyta</i>	<i>Dicranoweisia cirrata</i> *	4
<i>Bryophyta</i>	<i>Scopelophila cataractae</i>	7

Kui Söderström (1992) luges Euroopa võõrsamblaliikideks 22 liiki ning kuus liiki krüptogeenseks, siis Essl ja Lambdon (2009) hindavad Euroopa samblafloras esinevate võõrliikide arvu vaid 17 aastat hiljem juba märgatavalt suuremaks – kokku 45 liiki. Siiski jagati antud töös täpsemat infot vaid 15 liigi kohta ning ei toodud ka välja, millised liigid on võrreldes 1992. aastaga uued immigrandid. Osaliselt need kaks võõrliikide nimestikku kattuvad, kuid kummaski on ka vaid selles mainitud liike. Seega Euroopas esinevate sammalde võõrliikide arv ei ole käesoleva ajani päris selge. Kuid nii Söderström (1992) kui ka Essl & Lambdon (2009) rõhutavad *Campylopus introflexus* ja *Orthodontium lineare* levikuvõime kiirust ning dokumenteerivad nende liikide võõrliigi staatust Euroopa sammalde flooras.

Brüoflooras täheldatakse muutusi üle maailma, kuid dokumenteeritud vaatluste arv on regiooniti erinev. Tihti on muutuste põhjus inimtekkelise tehiskeskkonna laienemine, ning ka mitmed pärismaised liigid, nt. *Bryum argenteum* ja *Tortula muralis* on muutunud tingimustes vohama hakanud (Söderström 1992).

Enamus paiku maailmas on saanud endale uusi liike teistest kaugetest regioonidest. Näiteks on boreaalsed helviksamblad *Diplophyllum obtusatum*, *Jungermannia sphaerocarpa* ja *Lophozia incisa* levinud Põhja-Ameerikast troopikasse (Gradstein & Vana 1987) ning Euroopa pärismaised liigid, ka Eestis tavalised *Schleropodium purum* ja *Thuidium tamariscinum* Põhja-Ameerikasse (Schofield 1988). Muutused looduslikus flooras ei tähenda ainult muutusi liikide arvukuses ja mitmekesisuses, vaid ka muutusi liikide levialas: selle laiendamises või kitsenemises, või nihkumises teatud suunas (näiteks põhja- või lõunapoole).

Kuna samblaid pole teadaolevalt sihilikult indutseeritud, v.a. samblaaedadesse, saab vaid kaudselt tõestada, kas liik on looduslik või mitte. Crundwell (1985) pakub selle välja selgitamiseks kuus võimalikku kriteeriumit:

1. Fossiilsete andmete puudumine. Kui leitakse liigi fossiile antud piirkonnast, ei saa olla tegu immigrandiga.

2. Tõendid geograafilise leviku muutumisest. Liik võib püsivalt kasvada ühes kohas paar aastat ning seejärel kaduda, või leiduda ühtäkki hästi läbi uuritud aladel, kus seda varem polnud. Leiukohtade arvu suurenemine, eriti, kui on teada levima hakkamine ühest kindlast kohast, on ka hea kriteerium.

3. Anomaalne geograafiline levik. See võib avalduda ülemaailmsel skaalal, näiteks, 1) liiki leitakse nii lõunapoolkeralt kui ka üksikust kohast teisel kontinendil (nt. Suurbritanniast), või 2) lokaalselt. Näiteks, kasvades vaid ühel põllul, aga mitte ühelgi teisel, millel on samasugused keskkonnatingimused.

4. Seos mingi introduktsiooniviisiga, näiteks botaanikaaedade või sadamatega. Paljusid liike introductseeritakse kasvuhoonetaimedena, kuid nad ei suuda jääda ellu välitingimustes. Kui aga leiduvad sobivad tingimused, jäävad ka sellised liigid ellu. Näiteks *Splachnobryum obtusum*, mis on kasvuhoonetaimena kogu Euroopas tavaline, kasvab välitingimustes vaid ühes leiukohas: Ungaris, Egeris termaal-veebasseinide ümbruses (Corley et al. 1981). Kliimamuutustega võib selliste loodusesse põgenejate ellujäämus suureneda.

5. Väga väikese geneetilise varieeruvusega populatsioonid. Kui arvatavalt introdutseeritud isendite seas on väiksem geneetiline varieeruvus kui looduslikes populatsioonides, on see populatsioon tekkinud tõenäoliselt vaid paarist isendist. Eriti ekstreemsel korral on kogu populatsioon saanud alguse vaid ühest eosest. Madalat geneetilist varieeruvust võib olla raske kindlaks teha, aga kui mõnedel kahekojalistel liikidel, Euroopas esinevatest liikidest näiteks *Atrichum crispum*, *Scopelophila cataractae*, *Tortula amplexa*, *T. rhizophylla* ja *Trichosomopsis umbrosa*, ilmub vaid ühe soo esindajaid, viitab see tekkimisele väheste eoste baasil.

6. Seos avatud häiringutega või ajutiste leiukohtadega. Looduslikes stabiilsetes kooslustes on võõrliikide levimine raske, kuid häiringutega kooslus lihtsustab invasiooni, sest paljunemisosised jäävad kohtades, kus looduslikult omane taimestik on kannatada saanud, paremini ellu (Söderström 1992).

Suurbritannia brüofloora on nii varasemalt kui ka praegu üks paremini dokumenteeritud Euroopas. Suurbritannia brüofloora analüüsi tulemusel (Longton 1992) on selgunud, et sealses samblaflooras on vähem neid haruldasi liike, kellele on iseloomulik sage sporofüütide moodustamine, kui neid, kes ei moodusta või moodustavad väga harva sporofüüte. Sporofüütide areng suurendab geneetiliste rekombinatsioonide tulemusel liigisisest varieeruvust ning seega võib madal geneetiline mitmekesisus olla põhjuseks, miks mõni liik on haruldane, limiteerides nii ökoloogilist taluvusamplituudi kui ka võimet keskkonnamuutustega, sealhulgas ka inimtegevuse mõjudega, kohaneda (Longton 1992). Katseliselt on välja selgitatud ka see, et liigid, mis toodavad palju eoseid, suudavad koloniseerida uusi paiku sagedamini, kui need, kel eoseid on vähe või kes paljunevad ainult suurte levistega (Söderström 1989, 1990).

Enamus introdutseeritud liike ei suuda levida üle Euroopa. Põhjus võib olla takistatud eoste levimises ja seega vähenenud levikuvõimes. Näiteks lehtsammaltaimede hõimkonda kuuluva liigi *Tortula brevis* sporofüüdil on väga lühike harjas (~2 mm, Frey et al. 2006) ja suured (20–22 µm) eosed, mistõttu enamus eoseid levivad vaid emataime lähedusse (Söderström 1992).

Peamine põhjus, miks Euroopa samblike ja sammalde seas on dokumenteeritud vähe võõrliike, on nende vähene ajalooline uuritus ja puudulikud andmed levikumustrite kohta. Mõni liik on ehk ka tähelepanemata jäänud, mistõttu on ekslikult kodumaiseks loetud (Hill et al. 2006). See kehtib eelkõige vanade introduksioonide puhul (nt. sammaldest *Bryum*

gemmiferum), mille staatust on võimatu määrata. Samblikel ja sammaldel võimaldavad eosed levida väga kaugele (Philippi 1976), mistõttu inimtegur mängib geograafiliste barjäärade ületamisel väiksemat rolli kui soontaimede puhul. Anomaalsed levikumustrid on inimlevi indikaatorina rohkem usutavad vaid vähemobiilsete taksonite puhul. Selliseks näiteks on lehtsammalde hõimkonda kuuluv *Scopelophila cataractae*, kes kasvab raskmetallidega reostatud mullal. Esimene dokumenteeritud leid oli 1967. a Walesis ja liigi Euroopa leiukohad on üksteisest kõik väga kaugel (Smith 2004). Pärit on ta lõunapoolkeralt ja on keeruline ette kujutada, kuidas on see liik nüüdseks Euroopas saavutanud sellise hajusa leviku. Essl & Lambdon (2009) loevad liiki krüptogeenseks, kuid nagu hilisematest uuringutest selgub, võib olla tegu pigem vähetuntud pärismaise liigiga (Frahm 2012).

Sammalde hulgas on võõrliikide osakaal proportsionaalselt palju väiksem kui soontaimede hulgas (Weber 2003, Lambdon et al. 2008, Pyšek et al. 2008). Euroopa sammalde taksonoomid loevad kogu Euroopa sammalde arvuks 1980 liiki, mille seas on 1439 lehtsammaltaime ning 541 helvik- ja kõdersammaltaime (Hodgetts et al. 2015). Tuginedes varasematele andmetele, kui Euroopa lehtsamblaliikide arvuks peeti 1292 (Hill et al. 2006) ja helviksammaltaimede liikide arvuks 474, andsid Essl ja Lambdon (2009) hinnangu, et ainult 1,8% kogu Euroopa samblaliikidest on kindlalt võõrliigid ning kui arvata sisse ka krüptogeensed liigid, ei küündi nende osakaal üle 2,5% kogu Euroopa samblafloorast.

Seni pole kindlaid tõendeid, et võõrpäritolu samblad oleksid Euroopasse jõudnud enne 1800. aastat, aga see on mõistetav, arvestades, et brüoloogia on teadusena üsna noor ja paljude sammalde varasem nimetus ei ühti praegusega. Esimesteks võõrliikideks loetakse helviksammaltaimede hõimkonda kuuluvat liiki *Lunularia cruciata*, kogutud 1828. aastal Saksamaalt (Frahm 1973) ja lehtsammaltaimede hõimkonnast liiki *Atrichum crispum*, kogutud 1848. aastal Inglismaalt (Smith 2004). Viimane liik registreeriti esmakordselt Eestis 2004. aastal (Vellak et al. 2013). Euroopa samblafloorasse lisandunud liikide arv on eksponentsiaalselt kasvanud ning viis liiki jõudnud siia tõenäoliselt viimase 20 aasta jooksul (Essl & Lambdon 2009).

Kõige arvukamalt on sammalde võõrliike registreeritud Suurbritannias, järgnevad Prantsusmaa, Iirimaa, Kanaari saared ja Hispaania, mis viitab, et biogeograafiliselt tungivad uued liigid sisse eelkõige niiske ja jaheda kliimaga riikidesse ja piirkondadesse, samas kui sammalde võõrliike on kuivas ja soojas piirkonnas vähe (Essl & Lambdon 2009).

Suurem osa Euroopa võõrpäritolu samblaliikidest on looduslikult levinud neljal kontinendil, kust igast pärineb umbes 13–19% Euroopasse sissetulnud liikidest. Tähtsuse järjekorras on need: Lõuna-Ameerika, Australaasia, Põhja-Ameerika ja Aafrika. Väiksem osa, 7% Euroopa sammalde võõrliikidest on pärit ookeanilistelt saartelt.

Võrreldes teiste taksonoomiliste gruppidega, on sammalde jaoks levik looduslikust kasvukohast kaugemale märkimisväärne, sest väga paljud Euroopa võõrliigid on pärit lõunapoolkeralt. Siiski, kui lõunapoolkera liikide eosed hakkavad ületama ekvaatorit, tuleb neil ületada takistus lähistroopika tuulte segava mõju näol (Essl & Lambdon 2009). Sammaldele on iseloomulik, et kui nad on pärismaised ühel poolkeral, siis muutuvad nad invasiivseteks vastaspoolkeral. Näiteks *C. introflexus* ja *O. lineare*, mis on nüüd põhjapoolkeral ulatusliku levialaga, on pärit lõunapoolkeralt. Samas praegu Põhja-Ameerikas laialt levinud samblad, nt. *Brachythecium albicans*, *L. cruciata*, *P. purum*, *Thuidium tamariscinum*, on Euroopas looduslikud samblaliigid. Samuti on ka lõunapoolkera parasvöötmeletes tingimustes naturaliseerunud mitmed Euroopas looduslikud samblaliigid, nagu näiteks *P. purum*, *R. squarrosus*, *R. triquetrus* ja *Sphagnum subnitens* (Essl et al. 2013).

3. Sammalde võõrliikide ökoloogilised eripärad, elustrateegiad ja levimise iseärasused kahe liigi näitel

Kahe Euroopas laialt levinud ja võõrliikidena dokumenteeritud samblaliigi *Campylopus introflexus* ja *Orthotrichum lineare* ökoloogiat ja levikut on viimastel aastatel uuritud Euroopas laialdaselt, kuna nende levik on olnud väga kiire (Hassel & Söderström 2005). Võõr-köverharjaku (*C. introflexus*) levik on üks paremini Euroopas dokumenteeritud invasioone üldse (Hassel & Söderström 2005). Dokumenteeritud on tema praegune levik Euroopa idaosas kuni Venemaani ja lõunas Vahemereni. Selle liigi näitel on näha, et võõrliikide kiire ja laiaulatuslik levik on võimalik ja et nad võivad kogu oma potentsiaalse leviala haarata mõne aastakümnega. Seejuures võib levila saada sama stabiilseks kui piirkonna looduslikel liikidel. Samuti teise Euroopasse sissetulnud võõrliigi – *Orthodontium lineare* – levila laieneb läänest itta sarnase kiirusega nagu võõr-köverharjaki (Hassel & Söderström 2005).

3.1. *Orthodontium lineare* Schwaegr.



Joonis 1. *Orthodontium lineare* üldvaade.

http://www.discoverlife.org/IM/I_MWS/0466/320/Orthodontium_lineare,I_MWS46666.jpg.

Orthodontium lineare on pungsamblaliste (*Bryaceae*) sugukonda kuuluv ühekojaline akrokarpne liik lehtsamblataimede (*Bryophyta*) hõimkonnas. Liik registreeriti esmakordselt Euroopas 1911. aastal Inglismaal (Meijer 1952). Looduslikult on levinud lõunapoolkeral ning liigi sissetung Euroopasse on hästi dokumenteeritud (Ochyra 1982). Rootsist leiti liik esmakordselt 1969. aastal Skåne provintsist (Damsholt & Holmen 1971). Liigi ökoloogiat

uurides selgitati välja, et ta esineb peamiselt lühiajalisel substraadil ning on tundlik lagunemisprotsesside kiirusest või mikrosuktsessioonidest kasvukohas (Hedenäs et al. 1989). Liigi ökoloogiat uurides selgus, et *O. lineare* esinemisel lokaalflooras on oluline seos kasvuperioodi pikkusega, aastase sademete hulgaga, lumikatte kestusega, jaanuari ja juuli vahelise temperatuurierinevusega ning sobiva substraadi leidumisega ümbruskonnas. Samuti sõltub populatsioonide edukus leviste/eoste arvust (Hedenäs et al. 1989).

O. lineare regionaalne levikumuster on seotud läheduses leiduvate kasvukohaks sobivate metsade tihedusega, kusjuures kliimaatilised mõjutegurid on vähem olulised. Mitmetes populatsioonides täheldati kõrget suremust, kuna vanades kolooniates hakkavad sammaldele peale kasvama mitmesugused samblikud või teised samblad (Hedenäs et al. 1989). See võib näidata ka *O. lineare* pigem nõrka konkurentsivõimet. Kui uute taimede lisandumise määr ületab koloonia suremuse määra, avaldub liik kõigis vabades ja võimalikes kasvukohtades ning võib olla tuumliik (Hansky 1982). Eoskupaarde rohkus on positiivses seoses koloonia suurusega. Heades tingimustes toodabki *O. lineare* tohutu koguse eoseid (- 12 milj./m²), kuid kuna eosed vabanevad nii maapinna lähedal, on vähetõenäoline, et eosed suudavad tuule abil väga kaugemale levida ning liigi püsimiseks antud piirkonnas on just sobiva kasvukohtade lähedus märkimisväärselt oluline (Hedenäs et al. 1989).

3.2. Võõr-kõverharjak *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.



Joonis 2. Võõr-kõverharjak (*Campylopus introflexus*) Marjasoos (Tartu mk, kogutud 2014, ID: TU169375, E-elurikkuse andmebaasis). Foto autor E. Karofeld.

Võõr-kõverharjak on akrokarpne püsik kaksikikhambaliste (*Dicranaceae*) sugukonnast lehtsammaltaimedete (*Bryophyta*) hõimkonnas. Võõr-kõverharjak moodustab tihedaid

padjandeid või ühtlase samblavaiba maapinnal. Lehed on lantsetjad, 4–6 mm pikad, iseloomuliku hüaliinse tipuga ja tihti 90 kraadi tagasi käändunud (Frahm 2002). Liik paljuneb edukalt nii eostega kui ka vegetatiivselt (Söderström 1992). Liigi looduslik leviala on lõunapoolkeral: Lõuna-Ameerikas, Aafrikas ja Austraalia lõunaosas, ka Vaikse ookeani, Atlandi ja India ookeani saartel (Gradstein & Sipman 1978, Klinck 2009, Söderström 1992). Väljaspool looduslikku leviala leiti seda liiki esmakordselt 1941. a. Suurbritannia lõunaosas (Richards 1963). Kuidas liik inimese vahendusel Inglismaale jõudis, pole teada, kuid ülejäänud Euroopasse levis ta sekundaarse introduktiooniga sellest samast Inglismaa populatsioonist (Hassel & Söderström 2005). Võõr-kõverharjakut on leitud kõigist Euroopa riikidest, v. a. Soomest ja Gröönimaalt (Hassel & Söderström 2005, Klinck 2009). Eestist leiti võõr-kõverharjak esmakordselt 2007. aastal (Vellak et al. 2009).

Perekonnast kõverharjak (*Campylopus*) on Eestis teada kolm liiki: võõr-kõverharjak (*Campylopus introflexus*), rabe kõverharjak (*Campylopus fragilis*) ja pirnjas kõverharjak (*Campylopus pyriformis*) (Vellak et al. 2015). *Campylopus fragilis* koguti Eestist esmakordselt 1995. aastal, kuid Eesti liikide nimekirja jõudis see alles 2007. aastal (Leis & Kannukene 2007). Pirnjas kõverharjak on Eestist teada juba juba 1928. aastast alates (Ingerpuu et al. 1994). Selle liigi jõudmine Euroopasse pole selge ning tedagi peetakse võimalikuks võõrliigiks Euroopas (Söderström 1992). Kõik perekonna kõverharjak liigid on Eestis haruldased, neist kõige sagedasem on võõr-kõverharjak, kellest on, alates esmasleiu registreerimisest, teada veel kolm leiukohta (Vellak 2014). Teised kaks liiki on Eestis teada kumbki vaid ühest kohast (E-elurikkus).

Võõr-kõverharjak on ökoloogiliselt vähenõudlik liik. Kasvukoht erineb piirkonniti: sageli kasvab sammal liivasel pinnal, turbal, soodes ja niiskematel nõmmedel, kus on esinenud kas looduslikke või inimese poolt tekitatud häiringuid, näiteks turbalõikamist või tulekahjusid (Richards 1963, Richards & Smith 1975). Võõr-kõverharjak võib kasvada nii soiste alade ja metsade servades, kallaste kivimurrul kui ka teeservades ja -radadel (Hallingebäck et al. 1985). Loode-Euroopa rannikualadel leidub teda sageli kuivadel häiringuteta aladel, läbiuhutataval, suhteliselt happelistel (pH 4–6) huumusrikastel muldadel, enamasti hallmuldadel (Meulen et al. 1987). Külmemas kliimas, näiteks Islandil, kasvab see liik geotermaalsel, vulkaaniliselt aktiivsel pinnasel (Icelandic Institute of Natural History 2010). Samuti on leide Lõuna-Toscanast geotermaalväljadelt, kus pinnase pH on ~ 3–4 ja mulla temperatuur ~ 45 °C (Chiarucci et al. 2008).

Võõr-kõverharjak levib edukalt tänu väikestele eostele (10–14 µm), efektiivne on ka levik vegetatiivselt taimefragmentide abil (Söderström 1992). Samblavaip võib kasvada 2–10 cm paksuseks ja peab püsikuna vastu mitu aastat. Kuiv samblavaip pudeneb ja võib maapinnalt lahti tulla (Equihua & Usher 1993) ning kinnituda mööduvate loomade või ka inimeste jalgade külge ning kergesti järgmisesse kohta liikuda. Kuigi Põhjamaades on eoslevi peetud liigi peamiseks levimisviisiks (Klinck 2010), peetakse väga oluliseks ka vegetatiivset levimist, kuna sammal on kergesti pudenev ning varretipud ja teised kerged taimeosad kantakse nii füüsiliselt kui ka tuulega kaugemale, kus sobivates tingimustes saab alguse uus taim (Meulen et al. 1987). Taimeosad on siiski piisavalt suured, et ei võimalda kauge maa taha levimist nii kergesti kui eosed, kuid neid võivad levitada tavapärasest kaugemale mets- ja kariloomad ning inimtegevus ja masinad. Võõrliikide puhul ongi täheldatud nii vegetatiivse kui ka eoselise leviku suurt tähtsust. Vegetatiivsete osade abil levimine tagab kohaliku asurkonna ja selle püsijäämise ning eostega levimine kaugemate alade asustamise (Söderström 1992).

4. Inimese osa sammalde levimisel

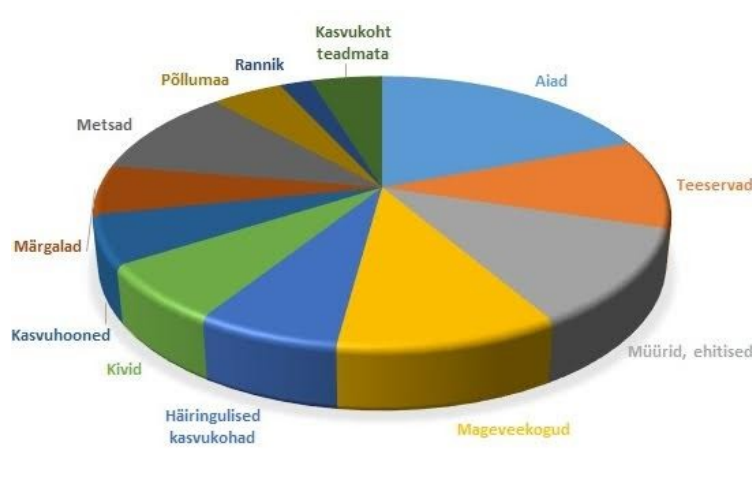
Sammalde võõrliikide Euroopasse sissetoomine on enamasti juhuslik, vastandudes soontaimedele, keda on toodud Euroopasse suuresti sihilikult (Essl & Lambdon 2009). Kõige olulisem Euroopasse sissetoomise viis on olnud ebateadlik transport koos ilutaimedega, epifüüdi või umbrohuna. Kirjandusandmete põhjal on teada ka levimisest „mullaga“ (Paton 1999). Teine oluline introduktsiooniviis on mittespetsiifiline juhuslik import laevade ja lennukitega ning ka näiteks riiete või toiduga. Ainult ühe liigi puhul (*Ricciocarpos natans*) on teada sihilik introductseerimine, kuna teda kasutatakse ilutaimena tiikides ja akvaariumites (Essl & Lambdon 2009). Vaieldud on selle üle, kas Suurbritannias registreeritud *Lophozia herzogiana* leid vaid ühest kohast ei ole mittetahtlik introduktsioon, sest liik võis jõuda Inglismaale juhuslikult koos Uus-Meremaalt imporditud villaga (Australian National Botanic Garden 2012). Siiski on sammalde võõrliikidest ligi poolte (45%) liikide puhul introductseerimise viis teadmata (Essl & Lambdon 2009).

Inimtegevus võib soodustada liikide levikut, luua uusi elupaiku, muuta olemasolevaid või transportida juhuslikult või teadlikult taimeosiseid erinevatesse piirkondadesse. Mõned võõrliigid on levinud Lääne- ja Kesk-Euroopasse ka happevihmade tõttu. Just sellisteks liikideks peetakse kaht liiki (*C. introflexus*, *O. lineare*), mille levik viimastel aastakümnetel on Euroopas märkimisväärselt laienenud (Essl & Lambdon 2009).

Vegetatiivsete osistega levimine on võõrliikide jaoks oluline. Enamusel (54%) Suurbritannias dokumenteeritud sammalde võõrliikidest moodustab vegetatiivset paljunemist võimaldavaid osiseid. Samas on selline levimiviis iseloomulik vaid 28% sealsetest looduslikest liikidest (Essl & Lambdon 2009). Kuna paljud samblad on kahekojalised, on tihti uues asutatud populatsioonis vaid samasoolised isendid (nt. *Leptophascum leptophyllum* ja *Lunularia cruciata* oma Euroopa levilas), mistõttu jäävad nad püsima vaid vegetatiivselt paljunedes (Essl & Lambdon 2009).

5. Võõr-samblaliikide mõju looduslikele kooslustele ja leviku kontrolli all hoidmise mehhanismid

Euroopa sammalde võõrliigid on seotud tugeva antropogeense häiringurežiimiga, esinedes peamiselt aedades, teeservades ja müüridel (Joonis 3). Võõrliike leidub kõige enam mehaaniliselt häiritud paljal maapinnal. Seega paljud võõrliigid on varase suktessioonijärgu koloniseerijad, samas kui looduslike kasvukohti (nt. luiteid, kive, laialehiseid metsi) asustavad nad harva ja mitmeid kasvutüüpe (nt. kuivi rohumaid, alpi aasasid, klibuvalle) peaaegu mitte iialgi (Essl & Lambdon 2009).



Joonis 3. Euroopa sammalde 44 võõrliigi eelistatud kasvukohad (Essl & Lambdon 2009, järgi). Joonisele pole kantud ainult kasvuhoonetes leiduvaid liike.

5.1. Sammalde võõrliikide mõju looduslikule floorale

Sammalde võõrliikide mõju uurivaid teadustöid on üsna vähe ning seni on põhjalikumad uuringud piirdunud ainult võõr-kõverharjaku kasvutingimuste ja ökoloogiliste eripärade välja selgitamisega.

Võõr-kõverharjakut on leitud kasvamas üle Euroopa väga erinevates kasvukohtades, kuid valdavalt valgusküllastes ja toitainetevaestes, pigem happelistes kasvukohtades. Põhja-

Euroopa ranniku hallid samblikerikkad düünid kuid ka sisemaadüünid ja häiringutega rabad on kooslused, kus võõr-kõverharjaku mõju arvatakse olevat kõige tugevam (Klinck 2010).

Võõr-kõverharjaku ja samblike vaheliste seoste hindamisel on selgunud, et kuigi lühiajaliselt saavutab võõr-kõverharjak kasvueelise samblike ees, siis sõltuvalt kasvukohatingimustest võivad samblikud aja jooksul oma elujõulisuse taastada. Hollandis võõr-kõverharjaku populatsiooni pikaajalisel jälgimisel on selgunud, et see liik tõrjub 15 aastaga välja samblikud liivasel nõmmel ning moodustab ainuliigilise monotoonse samblavaiba (Biermann & Daniëls 1997). Siiski, nagu selgub sama ala hilisemast monitooringust, saavutavad samblikud pikema aja jooksul taas ülekaalu (Daniëls et al. 2008). Oletatakse, et selline suksessioon algse, häiringueelse olukorra taastumiseni võtab stabiilsete keskkonnatingimuste korral aega enam kui 20 aastat (Daniëls et al. 2008).

Hollandis, nagu ka mujal, on võõr-kõverharjak alates 1970-ndatest oma levikut märkimisväärselt laiendanud, mis on viinud samblikurikaste taimekoosluste taandumiseni. On selgunud, et *C. introflexus* tõrjub konkurentsist välja nii pioneerseid haruldaseid liike kui ka happelisemates kasvukohtades kasvavaid tavalisi samblikuliike, mis on vanemas suksessioonijärgus (Ketner-Oostra & Sýkora 2004). Seega mõjutab võõr-kõverharjaku sissetung koosluse liigilist koosseisu, kuigi mõnedes kooslustes võib säilida ka suur samblike mitmekesisus (Ketner-Oostra & Sýkora 2008). Samad autorid on leidnud, et võõr-kõverharjaku koosluses domineerimisel on siiski väike mõju samblike levikule. Lokaalsed keskkonnatingimused on samuti olulised võõr-kõverharjaku ja samblike vahelise tasakaalu säilitamisel. Tuultele avatud liivadüünidel, võib liiva pealekande tõttu sambla elujõulisus kahaneda, mille tulemusel võivad samblikud saada kasvueelise (Ketner-Oostra & Sýkora 2004).

Samuti Hollandis tehtud uuringute põhjal on selgunud samblike suhteliselt suur tolerantsus võõr-kõverharjakuga koosluste suhtes ning samblikud on võimelised koloniseerima nii surnud kui ka elusat osa samblavaibast (Hasse 2007). Autori hinnangul näitab see, et pikas perspektiivis asendub ka tihedam samblavaip samblikega. Uurinud võõr-kõverharjaku vaiba mõju samblikuliigi *Corynephorus canescens* kasvule, ei leitud olulist negatiivset seost nende liikide vahel (Hasse 2007). Sarnasele tulemusele jõudsid ka Minarski & Daniëls (2006), kes tõdesid, et pärast ligi kümneaastast *C. introflexuse* domineerimist sambliku *C. canescens* kasvukohas, hakkas sambliku katvus taas suurenema. Siiski peab Hasse (2007)

tõenäoliselt, et *C. introflexus* võib kujutada suurt potentsiaalset ohtu looduslikule taimkattele, juhul kui sammal kataks kogu düünide kompleksi ja samblike levised ei saaks seetõttu ala rekoloniseerida. Samas on täheldatud ka teiste samblikkude, eelkõige liivkasrusambla (*Polytrichum piliferum*) vähenemist võõr-kõverharjaku domineerimisega aladel, samas kui *C. introflexus* ei vähenenud *P. piliferumi* domineerimise all (Hasse 2007). Autori sõnul näitab see *C. introflexuse* suuremat konkurentsivõimet ning seega on võõr-kõverharjakul suurem negatiivne mõju sammaldele kui samas koosluses kasvavatele samblikele.

On tehtud ka kasvuhoonekatseid, milles näidati, et hariliku kanarbiku (*Calluna vulgaris*) seemnete idanemisele avaldas *C. introflexuse* vaip negatiivset mõju: langus seemnete idanevuses oli 60%. Nii suur mõju seemnete idanemisele on peamiselt tingitud sellest, et seemned mattuvad sambla sisse ja ei saa üldse valgust. Samblavõsude ja lehtede iseloomuliku paigutuse tõttu jäävad seemned kinni võsude ülemistesse osadesse, kus nad võivad küll piisava vee olemasolul idaneda; kuid samas neil on ka suurem risk läbi kuivada ja idanemisel mitte mullapinnani jõuda, et kasvama hakata (Equihua & Usher 1993). Bernth (1998) näitas, et võõr-kõverharjakul on negatiivne mõju hariliku kanarbiku (*C. vulgaris*) idanemisele ka välitingimustes. Samas, kasvuhoonetingimustes on täheldatud võõr-kõverharjaku vaiba positiivset mõju hariliku kanarbiku (*C. vulgaris*) idandite kasvamahakkamisel. Kasvuhoonetingimustes kasvasid need idandid kiiremini suureks ning hakkasid varem paljunema. Kaheksa kuu pärast oli samblavaibas kasvanud taimede reproduktiivne biomass kümme korda suurem, kui nendel, kes kasvasid paljal maapinnal (Equihua & Usher 1993). Siiski, võõr-kõverharjaku allelopaatilist efekti hariliku kanarbiku (*C. vulgaris*) idanemisele ei ole seniste uuringute põhjal täheldatud (Klinck 2010).

Lisaks võõr-kõverharjaku negatiivsele mõjule sammalde ja soontaimede mitmekesisusele ja elujõulisusele on täheldatud tema negatiivset mõju mitmesuguste putukate liigirikkusele koosluses. On registreeritud nii rohutirtsude, jooksikute ja ämblike liigirikkuse vähenemist võõr-kõverharjakuga kooslustes Balti mere äärsedel düünidel (Schirmel et al. 2011), kui ka mulla-entomofauna vaesumist (Vogels et al. 2005).

Vähem on uuritud *O. lineare* mõju teistele sama kasvukohta asustavatele samblaliikidele. Näiteks on täheldatud, et *O. lineare* konkureerib liivakivil sama perekonna haruldase pärismaise liigiga, *O. gracile*, ning on registreeritud isegi viimase kadumist (Porley &

Hodgetts 2005). Sarnaselt on mitmete uuringute põhjal selgunud, Hollandis, et võõrliik *Lophocolea semiteres* võib välja tõrjuda loodusliku liigi *L. heterophylla* (Porley & Hodgetts 2005, Porley & Haynes 2009, Essl et al. 2013).

6. Ülevaade võõrliikide tõrjemeetoditest võõr-kõverharjaku näitel

Võõrliikide puhul tekib alati küsimus, kas ja kuidas neid tuleks kasvukohtades tõrjuda. Euroopas peetakse praegu kõige invasiivsema iseloomuga liigiks võõr-kõverharjakut ja seetõttu on selle liigi puhul katsetatud ka liigispetsiifilisi tõrjemeetodeid Lääne-Euroopa liivadüünidel. Põhja-Euroopas kasvab sama liik aga peamiselt rikutud sooladel ja turbaväljadel ning selles piirkonnas pole liigi levikut veel piisavlt uuritud, et kindlaks teha liigi invasiivne iseloom. Olemasolevad tõrjemeetodid võiksid sobida ka teistes kasvukohtades Põhja-Euroopas ja Eestiski. Siiski on andmeid liigi leviku, kasvukohaeelistuste ja paljunemisedukuse kohta Eestis veel napilt ning oleks vaja veel täiendavat uurimist enne süsteemse tõrjumise rakendamist.

Võõrliikide sissetungi ennetamiseks meetodeid ei teata ja eriti sammalde puhul on see ka väga keeruline, kuna nad on edukad kauglevijad pikkade vahemaade taha. Lokaalsel tasandil on siiski võimalik võõrliikide levikut kontrolli all hoida. Näiteks võõr-kõverharjak ei talu aastaid kestvat liiva alla mattumist. Üks uuring rannikudüünide liivatormidest näitas, et *C. introflexus* kaob, kui liiv katab samblavaipa juba mõnemillimeetrise kihiga aasta jooksul (Boxel et al. 1997). Ketner-Oostra & Sýkora (2000) jälgisid, et *C. introflexus* sureb, kui kuival suvel liiv tuulega taimedele kandub. Ühe teise uuringu tulemused aga näitasid, et 2 mm liivakiht kolmel korral nelja kuu jooksul polnud piisav, et sammalt tappa (Hasse & Daniëls 2006) ning püsivaid tulemusi annab alles mitme aasta pikkune sambla liivaga katmine (Klinck 2010).

On katsetatud ka sambla tõrjumist taimekaitsevahenditega. Väikeseskaalalises katses Fanø halldüünidel Taanis (Klinck 2009) leiti, et sammalde pritsimine umbrohutõrjevahendiga 15 sekundit tappis 80%, 30 sekundit 90% ja 60 sekundit hävitas 100% samblavaibast. Samas eksperimendis prooviti ka taimede soolaga katmist, raputades 250 g/m² soola, hävitas sel moel rohkem kui 90% sammaldest. Tiheda samblavaiba tõttu polnud katses teisi liike, mille mõju katsele oleks võinud märgata (Klinck 2009). Seega ka sool ja tavalised

umbrohutõrjevahendid mõjuvad võõr-kõverharjaku elujõulisusele negatiivselt ning hoiavad liigi lokaalset levikut kontrolli all.

Katsed liigi arvukust vähendada samblavaiba häiringute teel, sealhulgas katsetades augustamist ja padjandite tagurpidi keeramist, ei andnud tulemust, kuna võsud jäid ellu ja vegetatiivselt paljunedes täitsid taas tekkinud tühikud (Hasse 2007). Võõr-kõverharjaku katvuse vähendamiseks kogu taimestiku eemaldamisega palja liivani saavutati vaid lühiajaline efekt ning nelja aasta pärast oli liigi populatsioon peaaegu sama suure katvusprotsendiga kui katset alustades. Siiski leiti sellisel meetodil positiivne mõju olevat üldisele taimestiku (nii samblad kui soontaimed) liigirikkuse tõusule koosluses (Ketner-Oostra & Sýkora 2000).

Katse sambla hävitamisel herbitsiidiga mida kasutatakse mitmel pool maailmas kilpjala (*Pteridium aquilinum*) leviku kontrollimisel, oodatud tulemust ei andnud, kuid taimede kasv aeglustus veidi siiski (Rowntree et al. 2003). Tunnustatud sammalde hävitaja FeSO₄ ei toiminud võõr-kõverharjakule, kuigi vahendit kasutati vastavalt juhendis soovitatud kogustele (Klinck 2009).

Hollandi sisemaadüünidel on pikaajalisel püsi-uuringualal proovitud erinevaid *C. introflexuse* leviku kontrolli võimaldavaid meetodeid, nagu põletamine, pinnase rikkumine, prahiga katmine, harilike mändide raiumine ja lõikamine, eesmärgiga ennetada liigilise mitmekesisuse kadumist samblikerikkal düünil (Daniëls & Krüger 1996). Eelpoolmainitud tõrjeviisid suudavad tagada vaid lühiajalise edu samblavastases võitluses ning paljudel juhtudel võivad nii otsesed liigi kontrolli all hoidmise meetmed kahjustada looduslikku taimestikku rohkem kui invasiivi ennast (Ketner-Oostra & Sýkora 2000, Klinck 2009).

Kokkuvõte

Töö eesmärgiks oli saada ülevaade Euroopas esinevatest sammalde võõrliikidest, nende ökoloogiast ja levimisedukuse põhjustest ning millised neist esinevad ka Eesti samblaflooras.

Enamus Euroopas teada olevatest sammalde võõrliikidest on pärit lõunapoolkeralt ning neile kõigile on iseloomulik hea levimisvõime. Võõrliikide laia levikut seostatakse inimeste ülemaailmse reisimisega ja kaubandusega. Hinnanguliselt on sammalde võõrliike Euroopas teada 45. Neist Eestis esinevad kolm - *Campylopus introflexus*, *C. pyriformis* ja *Atrichum crispum*. Võõrliikidest edukaimad ja kõige konkurentsivõimelisemad liigid võivad aja jooksul muutuda invasiivseteks. Peamised invasiivid Euroopa samblaflooras on *O. lineare* ja *C. introflexus*, mille levik on hästi dokumenteeritud. Invasiivsed liigid kasvavad enamasti häiringulistest kooslustes, kus kooslusele iseloomulik vegetatsioon on rikutud ning heade konkurentidena hõivavad invasiivsed liigid vabad kasvukohad enne teisi ja muutuvad koosluses kiiresti domineerivateks.

On täheldatud, et invasiivsed samblad võivad kooslusest välja tõrjuda ka samblikke, vähendada putukate liigilist mitmekesisust ning takistada soontaimede seemnete idanemist. Mõnes koosluses võivad aga mõne aasta jooksul samblikud sammaldest jälle üle kasvada ning paarikümne aastaga võib koosluse häiringueelne liigiline tasakaal isegi taastuda. Täheldatud on ka mõnedel ulatusliku sammalkattega aladel mõne liigi idandite kiiremat kasvu ja varasemat paljunemisvõime saavutamist, mis võib pikas perspektiivis samuti koosluse taastumiseni viia, kuid siiski vaesema liigilise koosseisuga. Euroopas ei ole seni väga laialdaselt rakendatud sammalde võõrliikide tõrjet, kuna kooslused on võimelised ka ise taastuma. Küll aga on vajadusel võimalik nende levimist lihtsate meetoditega piirata. Efektivseim, taimi surmav tõrjeviis on sammalde katmine mõnemillimeetrise liivakihiga mitme aasta vältel.

Eestis on teada praegu invasiividest sammaldest vaid *C. introflexus*, mis eelistab kasvukohana mahajäetud turbavälju, kuid võib asustada ka liivikuid. Arvatavasti lisandub *O. lineare* ka peatselt Eesti samblaliikide nimekirja, kuna selle liigi levikukiirus põhja suunas on olnud märkimisväärne. *O. lineare* leide on juba teada meie lähiümbrusest ja Eestiski on liigile rohkelt sobivaid kasvukohti.

Summary

The aim of the present thesis was to get an overview of the alien bryophyte species in Europe, their ecology and the reasons for their successful dispersal, and to specify which of them occurs also in the Estonian bryophyte flora.

The majority of the known alien bryophyte species in Europe originate in the Southern hemisphere and share a common trait of excellent dispersal capability by spores or by vegetative parts. The wide spread of non-native species is associated with global travel and trade.

Natural long-distal dispersal of bryophytes usually takes place when a new population is established by spores carried by the wind. Europe is estimated to host 45 alien moss species, of which *Campylopus introflexus*, *C. pyriformis* and *Atrichum crispum* are present also in Estonia. The most successful and competitive non-native species may transform into invasive character over time. *O. lineare* and *C. introflexus* are the best known invasive species in the European bryophyte flora and their distribution is the best documented. Invasive species usually grow in disturbed communities where the natural vegetation has been vanished. Invasive species are strong competitors getting advantages over others to occupy the “free” microhabitats and quickly achieving dominance in the vegetation.

According to the different studies, invasive mosses may squeeze out lichens from the community, reduce biological diversity of insects and hinder the germination of the seeds of vascular plants. In some community types, however, lichen may overgrow mosses in a few years and the vegetation may recover in its original status within few decades. Also, the quicker growth of seedlings and return to the earlier reproductive capacity have been observed in areas with extensive vegetation of *C. introflexus*, which may also lead to the regeneration of the community over a longer time, although impoverished diversity. Active prevention of invasive moss species is still not widely used in Europe, while the communities are able to recover by themselves. Nevertheless, some easy methods are worked out to control their dispersal if needed.

C. introflexus is the only invasive species that is currently present in Estonia. It is growing on abandoned peatlands but have been found also in coastal dunes elsewhere. Probability to find

soon *O. lineare* from Estonia is rather high, because it is known already nearby and we have many suitable habitats for that species in Estonia.

Tänuavaldused

Täna südamest oma juhendajat Kai Vellakut targa nõu, toetuse ja abi eest bakalaureusetöö valmimisel.

Kasutatud kirjandus

- Australian National Botanical Garden (2012). Bryophytes. <http://www.anbg.gov.au/bryophyte/>. Date of access 8.05.2016
- Allorge, V. (1974). Bryoflore de la foret de Bussaco (Portugal). Revue bryologique et lichénologique
- Bernth, K.K. (1998). *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. på danske heder. Århus Universitet, Århus
- Biermann, R., Daniëls, F.J.A. (1997). Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusia and *Campylopus introflexus*. Phytocoenologia 27: 257–273
- Blockeel, T.L. (1990). The genus *Hennediella* Par.: a note on the affinities of *Tortula brevis* Whitehouse & Newton and *T. stanfordensis* Steere. Journal of bryology 16(2): 187–192
- Van Boxel, J.H., Jungerius, P.D., Kieffer, N., Hampele, N. (1997). Ecological effects of reactivation of artificially stabilized blowouts in coastal dunes. Journal of coastal conservation 3(1):57–62
- Burell, W.H. (1940). A field study of *Orthodontium gracile* (Wilson) Schwaegrishen and its variety *heterocarpum*. Naturalist 785: 295–302
- Casas, C., Heras, P., Resino, J., Rodriguez-Oubiña, J. (1988). Consideraciones sobre la presencia en España de *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. y *C. pilifer* Brid. Orsis 3: 21–26
- Carlton, J.T. (1996). Biological Invasions and Cryptogenic Species. Ecology 77(6): 1653–1655
- Chiarucci, A., Calderisi, M., Casini, F., Bonini, I. (2008). Vegetation at the limits for vegetation: Vascular plants, bryophytes and lichens in a geothermal field. Folia Geobotanica 43: 19–33
- Corley, M.F.V., Crundwell, A.C., Düll, R., Hill, M.O., Smith, A.I.E. (1981). Mosses of Europe and the Azores; An annotated list of species, with synonyms from recent literature, Journal of Bryology 11: 609–689
- Corley, M.F.V., Frahm, J.P. (1982). Taxonomy and world distribution of *Campylopus pyriformis* (Schultz) Brid. Journal of Bryology 12(2): 187–190
- Crundwell, A.C. (1958). *Riccia rhenana* Lorb. ex. K. Mill. in Britain. Transactions of the British Bryological Society 3(3): 449–450
- Crundwell, A.C., Whitehouse, H.L.K. (1976). *Tortula bolanderi* (Lesq. & James) Howe in France, new to Europe. Journal of bryology, 9(1): 13–15

- Crundwell, A.C. (1985). The introduced bryophytes of the British Isles. *Bulletin of the British Bryological Society* 45: 8
- Crundwell, A.C., Smith, A.J.E. (1989). *Lophozia herzogiana* Hodgson & Grolle in southern England, a liverwort new to Europe. *Journal of Bryology*, 15(4): 653–657
- Daniëls, F.J.A., Minarski, A., Lepping, O. (2008). Dominance pattern changes of lichen-rich *Corynephorus* grassland in the inland of the Netherlands. *Annali di Botanica* 8: 9–19
- Daniëls, F.J.A., Krüger, O. (1996). Veranderingen in droge stuifzandbegroeiingen bij Kootwijk na kappen en verwijderen van Grove dennen. *Stratiotes* 13: 37–56
- Damsholt, K., Holmen, K. (1971). *Othodontium lineare* Schwaegr. fundet i Sverige. *Lindbergia* 1: 115
- E-elurikkus http://elurikkus.ut.ee/search_er.php?ut1=k%C3%B5verharjak&lang=est. Date of access 8.05.2016
- Essl, F., Lambdon, P.W. (2009). Alien Bryophytes and Lichens of Europe. In: DAISIE Handbook of alien species of Europe. Springer, Dordrecht. 29–41
- Essl, F., Steinbauer, K., Dullinger, S., Mang, T., Moser, D. (2013). Telling a different story: a global assessment of bryophyte invasions. *Biological Invasions* 15: 1933–1946
- Equihua, M., Usher, M.B. (1993). Impact of carpets of the invasive moss *Campylopus introflexus* on *Calluna vulgaris* regeneration. *J. Ecol.* 81: 359–365
- Frahm, J.P. (1973). Über Vorkommen und Verbreitung von *Lunularia cruciata* (L.) Dum. in Deutschland. *Herzogia* 2: 396–409
- Frahm, J.P. (2002). *Campylopus* (ed. R.B.). Bryophyte flora of North America, Provisional publication.
- Frahm, J.P. (2012). *Scopelophila cataractae*—indigenous in Europe? *Archive for Bryology* 139: 1–9
- Frey, W., Frahm, J.P., Fischer, E., Lobin, W. (2006). The liverworts, mosses and ferns of Europe, Harley Books, Colchester
- Gradstein, S.R., Sipman, H.J.M. (1978). Taxonomy and world distribution of *Campylopus introflexus* and *C. pilifer* (= *C. polytrichoides*): a new synthesis. *The Bryologist*, 81: 114–121
- Gradstein, S.R., Váňa, J. (1987). On the occurrence of Laurasian Liverworts in the Tropics. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45: 388–425
- Guerra, J., Ros, R. M. (1987). Revision de la seccion *Asteriscium* del genero *Didymodon* (*Pottiaceae*, *Musci*). *Cryptogamie. Bryologie, lichénologie* 8(1): 47–68
- Hallingbäck, T., Johansson, T., Schmitt, A. (1985). Harkvastmossa, *Campylopus introflexus*, Sverige. *Svensk Botanisk Tidskrift* 79: 41–47

- Hansky, I. (1982). Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210–221
- Hansson, L., Söderström, L., Solbreck, C. (1992). The ecology of dispersal in relation to conservation. In: L. Hansson (ed.) *Ecological principles of nature conservation*. Elsevier, London, UK, pp 162–200
- Hasse, T. (2007). *Campylopus introflexus* invasion in a dune grassland: Succession, disturbance and relevance of existing plant invader concepts. *Herzogia* 20: 305–315
- Hasse, T., Daniëls, F.J.A. (2006). Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland. *J. Veg. Sci.* 17: 135–146
- Hassel, K., Söderström, L. (2005). The expansion of the alien mosses *Orthodontium lineare* and *Campylopus introflexus* in Britain and continental Europe. *J. Hattori Bot. Lab.* 97: 183–193
- Hedenäs, L., Herben, T., Rydin, H., Söderström, L. (1989). Ecology of the invading moss species *Orthodontium lineare* in Sweden: Spatial distribution and population structure. *Holarctic Ecology* 12: 163–172
- Herben, T. (1987). The ecology of the invasion of *Orthodontium lineare* Schwaegr. in central Europe. *Symposia Biologica Hungarica* 35: 323–333
- Hill, M.O., Bell, N., Bruggemann-Nannenga, M.A., Brugués, M., Cano, M. J., Enroth, J., Flatberg, K.I., Frahm, J. P., Gallego, M.T., Garilleti, R., Guerra, J., Hedenäs, L., Holyoak, D.T., Hyvönen, J., Ignatov, M.S., Lara, F., Mazimpaka, V., Muñoz, J., Söderström, L. (2006). An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.* 28: 198–267
- Hodgetts, N.G. (2015). Checklist and country status of European bryophytes - towards a new Red List for Europe. /Irish Wildlife Manuals/, No. 84. National Parks and Wildlife Service, Department of Arts, Heritage and the Gaeltacht, Ireland
- Ingerpuu, N., Kalda, A., Kannukene, L., Krall, H., Leis, M., Vellak, K. 1994. Eesti sammalde nimestik. List of the Estonian bryophytes. *Abiks Loodusevaatlajale* 94: 1–175
- Ketner-Oostra, R., Sýkora, K.V. (2000). Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments. *J. Coastal Conservation* 6: 191–206
- Ketner-Oostra, R., Sýkora, K.V. (2004). Decline of lichen-diversity in calcium poor coastal dune vegetation since the 1970s, related to grass and moss encroachment. *Phytocoenologia* 34: 521–549
- Ketner-Oostra, R., Sýkora, K.V. (2008). Vegetation in a lichen-rich inland drift sand area in the Netherlands. *Phytocoenologia* 38: 267–286
- Klinck, J. (2009). The alien invasive species *Campylopus introflexus* in the Danish coastal dune system. Master thesis, Department Biology, section for Ecology and Evolution, Copenhagen University

Klinck, J. (2010): NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Campylopus introflexus*. – From: Online database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org, Date of access 26.01.2016

Kukk, T. 1999. Eesti taimeistik. Teaduste Akadeemia Kirjastus, Tartu-Tallinn. 464 lk.

Kukk, T., Kull, T., Lilleleht, V. Ojaveer. (2001) Võõrliigid Eestis. Kes on tulnuktaimed ja loomad ning mida nendega peale hakata. Keskkonnaministeerium, lk. 5, 7–8

Kull, K., Kukk, T., Kull, T. (2001). Eesti taimede must raamat räägib bioinvasioonist. Eesti Loodus, 52(5): 170–173

Lambdon, P., Pyšek, P., Basnou, C., Hejda, M., Arianoutsou, M., Essl, F., Jarošík, V., Pergl, J., Winter, M., Anastasiu, P., Andriopoulos, P., (2008). Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. Preslia 80: 101–149

Leis, M., Kannukene, L. (2007). New Estonian records. Folia Cryptog. Estonica, Fasc. 43: 69–76

Leht, M. (toim.) (2010). Eesti taimede määraja. 3., parandatud trükk. EMÜ; Eesti Loodusfoto. 447 lk.

Lloret, F. (1987). *Bryoerythrophyllum inaequalifolium* (Tayl.) Zander, new to the European continent. Lindbergia 13: 127–129

Long, D.G. (1982). *Lophocolea semiteres* (Lehm.) Mitt. established in Argyll, Scotland. Journal of Bryology 12: 113–115

Longton, R.E. (1992) Reproduction and rarity in British mosses. Biological Conservation 59(2–3): 89–98

Martinez, L.F., Mateo, F.D., Varo, J. (1989). *Tortula rhizophylla* (Sak.) Iwats. & Saito., a new moss for the Iberian Peninsula. Folia Bot. Misc, 6: 81–84

Meijer, W. (1952). The genus *Orthodontium*, Acta Botanica Neerlandica, 1: 3–80

Minarski, A., Daniëls, F.J.A. (2006). Veränderungen im Dominanzmuster von Kryptogamen-Synusien und Gräsern in einem Sandtrockenrasen-Bestand in den Niederlanden im Zeitraum von 1981 bis 2004. Arb. Inst. Landschaftsökol. Münster 15: 39–41

Ochyra, R. (1982). *Orthodontium lineare* Schwaegr. - a new species and genus in the moss flora of Poland. Bryologische Beiträge, 1: 23–26

Ochyra, R., Sérgio, C., Schumacker, R. (1988). *Racomitrium lamprocarpum* (C. Muell.) Jaeg., an austral moss disjunct in Portugal, with taxonomic and phytogeographic notes. Bulletin du Jardin botanique national de Belgique/Bulletin van de Nationale Plantentuin van België, 225–258

Paton, J.A. (1965). *Lophocolea semiteres* (Lehm.) Mitt. and *Telaranea murphyae* sp. nov. established on Tresco. Transactions of the British Bryological Society, 4(5): 775–779

- Paton, J.A. (1968). *Eriopus apiculatus* (Hook. f. & Wils.) Mitt. established on Tresco. Transactions of the British Bryological Society, 5: 460–462
- Paton, J.A. (1971). *Telaranea murphyae* Paton with female inflorescences in Surrey. Transactions of the British Bryological Society, 6(2): 228–243
- Paton, J.A. (1974). *Lophocolea bispinosa* (Hook. f. & Tayl.) Gottsche, Lindenb. & Nees established in the Isles of Scilly. Journal of Bryology, 8(2): 191–196
- Paton, J.A. (1999). The liverwort flora of the British Isles. Harley Books, Colchester
- Philippi, G. (1976). Einfluß des Menschen auf die Moosflora in der Bundesrepublik Deutschland. Schr-R Vegetationskde 10: 163–168
- Porley, R., Hodgetts, N. (2005). Mosses and liverworts. New Naturalist Series. HarperCollins, London
- Porley, R., Haynes, T. (2009). An update on the alien liverwort *Lophocolea semiteres* (Lehm.) Mitt. and its spread in Britain and Ireland. Field Bryology 99: 3–9
- Pyšek, P., Richardson, D.M, Pergl, J., Jarošík, V., Sixtová, Z., Weber, E. (2008). Geographical and taxonomical biases in invasion ecology. Trends. Ecol. Evol. 23: 237–244
- Richards, P.W. (1963). *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid and *C. polytrichoides* De Not. in the British Isles; a preliminary account. Trans. Brit. Bryol. Soc. 4: 404–417
- Richards, P.W., Smith, A.J.E. (1975). A progress report on *Campylopus introflexus* (Huds.)Brid.and *C. polytrichoides* De Not. in Britain and Ireland. J. Bryol. 8: 293–298
- Rowntree, J.K., Lawton, K.F., Rumsey, F.J., Sheffield, E. (2003). Exposure to Asulox inhibits the growth of mosses. Annals of Botany 92, 547–556
- Schirmel, J., (2011). Response of the grasshopper *Myrmeleotettix maculatus* (Orthoptera: Acrididae) to invasion by the exotic moss *Campylopus introflexus* in acidic coastal dunes. Journal of Coastal Conservation, 15(1): 159–162
- Schirmel, J., Timler, L., Buchholz, S., (2011). Impact of the invasive moss *Campylopus introflexus* on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) in acidic coastal dunes at the southern Baltic Sea. Biological Invasions, 13(3): 605–620
- Schofield, W.B. (1988). Bryophyte disjunctions in the Northern Hemisphere: Europe and North America. Botanical Journal of the Linnean Society, 98: 211–224
- Sergio, C. (1985). Notas acerca do género *Fossombronia* Raddi em Portugal. Notulae Bryoflorae Lusitanicae I. Portug. Acta Biol. B, 14: 188–194
- Sérgio, C., Sim-Sim, M. (1991). *Sphaerocarpus stipitatus* Bisch. ex Lindenb. na Europa. Espécie introduzida em Portugal desde o século passado. Sérgio, C. Notulae Bryoflorae Lusitanicae III, 3: 414–416
- Side, A.G., Whitehouse, H.L.K. (1974). *Tortula amplexa* (Lesq.) Steere in Britain. Journal of Bryology, 8(1): 15–18

- Smith, A.J.E. (1978). Cytogenetics, biosystematics and evolution in the Bryophyta. *Advances in botanical research*
- Smith, A.J.E. (1990). *The liverworts of Britain and Ireland*. Cambridge University Press, Cambridge
- Smith, A.J.E. (2004). *The moss flora of the British Isles*. Cambridge University Press, Cambridge
- Sotiaux, A., De Zuttere, P. (1987). *Scopelophila cataractae* (Mitt.) Broth. *Pottiaceae, Musci*, 95–108
- Söderström, L. (1989). Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in northern Sweden. *The Bryologist*, 92: 349–355
- Söderström, L. (1990). Dispersal and distribution patterns in patchy, temporary habitats. *The Spatial processes in plant communities*, (eds. F. Krahulec, A.D.Q. Agnew & J. H. Willems), 103–113, S.P.B. The Hague
- Söderström, L. (1992). Invasion and range expansion and contractions of bryophytes. In: Bates, J. W., Farmer, A. M. (eds). *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon, Oxford. 131–158
- Synnott, D.M., Robinson, D.W. (1990). Moss *Trichostomopsis umbrosa* (C. Mueller) H. Robinson in Ireland. *Glasra*
- Meulen, F., Hagen, H., Kruijsen, B. (1987). *Campylopus introflexus*. Invasion of a moss in Dutch coastal dunes. *Proceedings of the koninklijke. Nederlandse Academia van Wetenschappen. Series C. Biological and Medical Sciences* 90: 73–80
- Vellak, K., Ingerpuu, N., Kannukene, L., Leis, M. (2009). New Estonian records and amendments: Liverworts and mosses. *Folia Cryptog. Estonica, Fasc. 45*: 91–93
- Vellak, K., Kannuke, L., Leis, M., Ingerpuu, N. (2013). New Estonian records: Mosses. *Folia Cryptog. Estonica, Fasc. 50*: 121–122
- Vellak, K., Ingerpuu, N., Leis, M., Ehrlich, L. (2015). Annotated checklist of Estonian bryophytes. *Folia Cryptogamica Estonica* 52:109–127
- Vellak, K. (2014). Floristilised märkmed: Uus samblaliik Eestile – väärt haruldus või tülikas sissetungija? Võõr-kõverharjaku esinemisest Eestis. *Samblasõber* 17: 39 – 42
- Vogels, J., Nijssen M., Verberk, W., Esselink, H. (2005). Effects of moss encroachment by *Campylopus introflexus* on soil-entomofauna of dry-dune grasslands (*Ciolo-Cornephoretum*). *Proc. Neth. Entomol. Soc.* 16: 71–80
- Warburg, E.F., Crundwell, A.C. (1965). *Tortula vectensis*, a new species from the Isle of Wight. *Transactions of the British Bryological Society*, 4(5), 763–766
- Weber, E. (2003). *Invasive plant species of the world*. CABI Publishing, Wallingford

Whitehouse, H.L.K., Newton, M.E. (1988). *Tortula brevis* sp. nov. and *T. stanfordensis* Steere: morphology, cytology and geographical distribution. *Journal of Bryology*, 15(1): 83–99

Williamson, M. (1999). Invasions. *Ecography*, 22(1): 5–12

Võõr- ja probleemliigid: www.keskkonnaamet.ee/keskkonnakaitse/looduskaitse-3/voorliigid
Date of access: 18.05.2016

Lihthitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Anna-Grete Rebane,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihthitsentsi) enda loodud teose

„Sammalde võõrliigid Eestis ja Euroopas: ökoloogilised nõudlused, kasvubioloogia ning leviku iseärasused”,

mille juhendaja on Kai Vellak,

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihthitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 19.05.2016